Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von *Bufo bufo* L.

von

H. HEUSSER

Forch-Zürich

Mit einer Tabelle.

INHALT

1. Einleitung 741
2. Die Versuche 744
3. Die Stellung der Ovulation im Verhalten von *Bufo bufo* und andern Arten 750
4. Zusammenfassung, Résumé, Summary, Literatur 755

1. EINLEITUNG

Es fiel mir verschiedentlich auf, dass Erdkrötenweibchen, die ich auf der Laichplatzwanderung ledig abfing und isoliert in Terrarien hielt, nicht ablaichen und gewöhnlich eine hohe Sterblichkeitsrate haben. Dagegen laichen Krötenpaare, die man am Laichplatz fängt im Aquarium ohne Weiteres in den nächsten Stunden oder Tagen ab, wenn es sein muss, auch auf dem Trockenen, z.B. in Transportsäcken. Die Weibchen solcher Paare laichen auch dann im Wasser und auf dem Trockenen ab, wenn man ihnen das Männchen wegnimmt und zwar mit den charakteristischen Be-

wegungen: dem Ausstrecken der Hinterbeine und dem kreuzhohlen Durchbiegen des Rückens, von denen die zweite Komponente beim Männchen die Endhandlung mit der Spermaabgabe auslösen würde. Im Freien sah ich, dass bei ausgetrockneten Laichplätzen die Kröten meist unverpaart bleiben und nicht ablaichen, dass aber einzelne Paare ablaichen müssen und sich dazu in kleine Wasserpfützen begeben. Wird ein während der Anwanderung trocken liegender Laichplatz wenige Wochen später noch überschwemmt, so setzt das massenhafte Ablaichen ein. — Die Paarungsbereitschaft der Männchen ist an ein Minimum von Feuchtigkeit gebunden. Relativ trocken gehaltene Männchen klammern schlecht und schon gebildete Paare trennen sich wieder. Terrarianern fällt auf, dass überwinterte Krötenweibchen im nächsten Frühjahr kaum mehr ablaichen, auch wenn sie offenbar Laich angesetzt haben. Aus diesen Beobachtungen schloss ich (1960): „Nur Weibchen, die in der gleichen Laichzeit wenigstens vorübergehend verpaart waren, laichen ab; einzeln gehaltene Tiere laichen nicht, obwohl sie jedes Frühjahr Laich angesetzt haben". Das stimmt nun nicht oder nur teilweise. Der Fehlschluss kam dadurch zustande, dass in keiner der Beobachtungen ein auf der Anwanderung ledig gefangenes Weibchen im Wasser enthalten war, sondern nur sekundär getrennte. Wie die zu beschreibenden Versuche zeigen, laichen ledig ins Wasser gesetzte Weibchen ab, auch wenn sie in diesem Jahr noch nicht verpaart waren. Diese Situation hat man aber bei unwillkürlichen Versuchen so gut wie nie, da sie unnatürlich ist. Man wird nur höchst selten an einem Laichplatz ein lediges aber laichvolles Weibchen finden (leere schon). 1963 sah ich unter mehreren hundert am Laichplatz im Wasser registrierten Weibchen nur zwei ledige. Es waren solche, die nachts eben in den Laichplatz einstiegen. Vom natürlichen Verhalten her kennt man die Situation „lediges, laichvolles Weibchen im Wasser" gar nicht, sie ist sozusagen anstössig. „Die Kröte", die man von der Anwanderung an Land haben wird, gehört aufs Trockene, das Krötenpaar, ob vom Land oder vom Laichplatz, ins Wasser. Arbeitet man daneben noch mit dem Grasfrosch (*Rana temporaria*), bei dem sich ledige, laichvolle Weibchen sehr wohl natürlicherweise im Wasser sehen lassen, so ist die kritische Situation „Erdkrötenweibchen im Wasser laicht ledig" mit einer Mauer halbbewusster Gegenargumente umgeben. —

Da nun aber verschiedene Autoren zeigten, dass bei andern Anurenarten die Ovulation dem Amplexus offenbar vorausgehen kann (s.u.), führte ich den noch fehlenden kritischen Versuch für *Bufo bufo* unter dem erwähnten Präjudiz durch, das sich jedoch nicht bestätigte. — Soviel zu meiner Entlastung; vielleicht ging es den andern Autoren, die dem Amplexus bei der Erdkröte auslösende Funktion zuschreiben, ähnlich.

Eibl-Eibesfeldt (1950) vermutet, dass vielleicht die Umklammerung über das Nervensystem die Wehen des Weibchens auslöse. Tierliebhaber sagten, dass unverpaarte Weibchen an Laichnot zugrunde gehen und er selbst sah nie in dieser Saison nicht verpaarte Weibchen ablaichen. 1952 schreibt er, dass er unsere drei *Bufo* Arten und *Rana dalmatina* auch dann richtig ablaichen sah, wenn sie wenigstens vorübergehend von einem Männchen umklammert worden waren; der Amplexus habe auslösende Funktion. Rostand (1947) bemerkt, dass die Ovulation nach der Umklammerung erfolge. Sie werde aber durch die Hypophyse stimuliert. Er macht deshalb die Konjektur, dass die Hypophyse durch den Amplexus angeregt werde wie beim Kaninchen. Durch die Trennung der Paare werde die Ovulation retardiert. Ob die Ovulation immer das Männchen benötige, wisse man noch nicht. Nach Spallanzani (1785) behielten ledige Weibchen die Eier immer. Unerlässlich sei aber auch die Wasseraufnahme, welche durch die Hypophysenaktivität begünstigt werde. Weibchen, die nicht wenigstens vorübergehend im Wasser waren, ovulierten nicht. Die Ovulation lasse sich beschleunigen, wenn man aus den Winterquartieren genommene Kröten verpaart ins Wasser setze. Und 1955: Im Winter genommene Weibchen ohne Männchen laichten nicht spontan in der Laichzeit. Es scheine, dass der Amplexus notwendig sei für die Ovulation, wie wenn er die Hypophyse stimulieren würde. Smith (1954) schreibt, dass *Bufo bufo* auf dem Trockenen nicht laiche; das Wasser sei nötig, um die Eientwicklung zu beenden. Frank (1926) fing im März 1916 ein Krötenpaar, das im Aqua-Terrarium laichte. In den folgenden 8 Jahren laichte das Krötenpaar nicht mehr, erst 1925 wieder, als er es in einen Behälter mit grösserem Wasserteil setzte. Die Eier waren befruchtet. Er führt den achtjährigen Laichunterbruch auf den Wassermangel im ersten Behälter zurück.

2. DIE VERSUCHE

Das Material: Im Frühjahr 1963 fingen wir im Einzugsgebiet der Laichplätze des Gattikerweihers, Thalwil, bei Zürich in 11 Wandernächten vom 26.3. bis 12.4. 86 anwandernde Krötenweibchen ab, wobei mir meine Kollegen R. Honegger, Chr. Schmidt und H. U. Schlumpf halfen. Von den gesammelten Weibchen waren 15 beim Fang verpaart, die übrigen 71 ledig (das sagt nichts über das Verhältnis der ledig und verpaart wandernden; es hatte noch mehr verpaarte). Die ledigen hielten wir vom Fang ab in besonderen Weibchensäcken und -behältern, sodass seit dem Fang eine unkontrollierte Verpaarung ausgeschlossen war. Die gelegentlich vorkommende Klammerreaktion der Weibchen ist selten genug, um die Versuchsergebnisse im Ganzen nicht zu beeinflussen, auch wenn ich aus Raumgründen mehrere Weibchen zusammenhalten musste. Von den 86 Weibchen hat eines das Klammern gezeigt; bei Männchen kann man unter den gleichen Umständen alle klammern sehen. — Dass zum Laichplatz wandernde Weibchen im Prinzip als ovulationsfähig betrachtet werden dürfen, geht aus den Versuchen selbst hervor. Leere Weibchen waren nicht dabei; das Ablaichen setzte am Laichplatz erst am 11./12. 4. ein. Unter ledig versteht sich in diesem Zusammenhang ein Weibchen, das in dieser Saison noch nicht verpaart war. Es ist sehr wahrscheinlich, dass ledig anwandernde Weibchen in diesem Jahr noch nicht verpaart waren. Um völlige Sicherheit zu haben, müsste man sie allerdings aus den Winterquartieren wegfangen. Solche fand ich aber nicht. Zudem wäre dann ev. mit einem Gefangenschaftseffekt zu rechnen, da die Faktoren, welche die Frühjahrsaktivität im Freien auslösen, noch wenig bekannt sind. Dafür, dass die ledigen Weibchen noch nicht verpaart waren, sprechen folgende Indizien: Das einmal aufgesessene Männchen klammert intensiv. Von Markierungsversuchen her habe ich Belege, dass die gleichen Tiere auch über grössere Wanderstrecken hinweg zusammen bleiben. Es findet höchstens ein Wechsel von Männchen statt bei Balgereien am Laichplatz. Die Intensität und Ausdauer des Amplexus bei *Bufo bufo* ist wohlbekannt. Die Wahrscheinlichkeit einer Vorverpaarung ist auch dadurch herabgesetzt, dass die Kröten in diesem Gebiet sternförmig zusammenkommen,

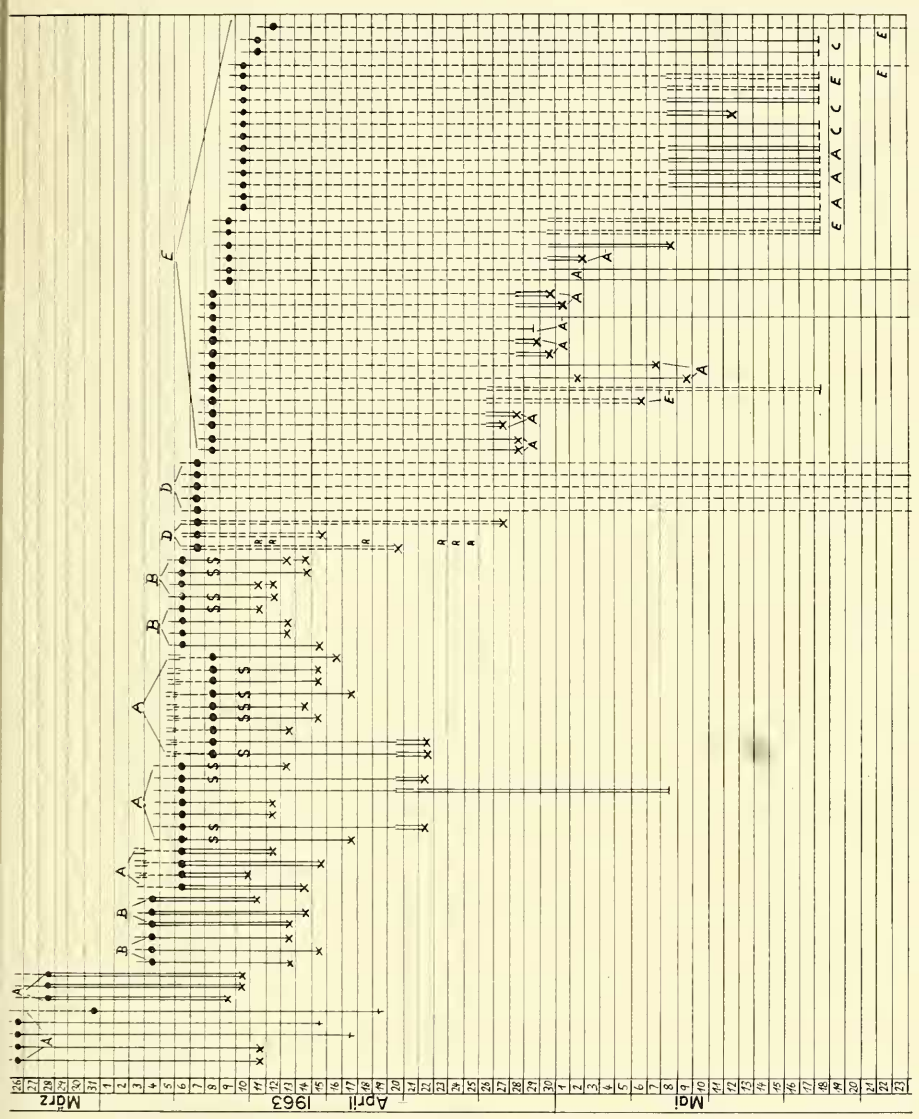

Tabelle 1. — Chronologische Zusammenfassung der Versuche mit den 86 Weibchen:

Punkte = Versuchsbeginn, einfache Linien = ledige, doppelte Linien = verpaarte Weibchen. Durchgezogene Linien = im Wasser, gestrichelte Linien = auf dem Trockenen gehaltene Weibchen. Die Linien vor Versuchsbeginn zeigen das Fangdatum und ob das Weibchen verpaart oder ledig wanderte. X = Laichablage, — = Versuchsabbruch ohne Laichablage, S = Schnurattrappe, R = Regentage. A = Blechbehälter mit Leitungswasser im Freien, B = Drahtkäfige im Laichplatz, C = solche im Gartenweiher, D = Terrarien im Freien, E = Behälter mit trockener Erde.

was für eine diffuse Überwinterung spricht. — Ovulieren und Ablaichen sind beim Erdkrötenweibchen praktisch identisch, da es den Laich nicht in den Uteri zurückhält, sondern in zwei Schnüren unmittelbar austreten lässt, was die Eileiter herunterkommt. Ich verzichtete deshalb auf eine Sektion der nichtablaichenden und setzte die Weibchen nach den Versuchen wieder aus.

Die Anordnung: Um eventuellen Gefangenschaftseffekten auf die Spur zu kommen, führte ich die Versuche unter möglichst verschiedenen Umständen und in verschiedenen Gefässen durch: A = Blechbehälter mit Leitungswasser, die im Freien standen, B = Drahtkäfige, die ich in die Binsen des natürlichen Laichplatzes im Gattikerweiher hängte, C = solche, die ich in den Gartenweiher stellte. D = Terrarien im Freien mit Erdgrund, Laub und Regenzutritt und E = Blechgefässe im Keller mit nur leicht angefeuchteter Erde. Da alle Weibchen mit einer Meerschweinchenohrmarke am einen Fuss nummeriert waren, konnte ich die Kröten individuell auseinanderhalten. Ich kontrollierte die Gefässe täglich und sah die meisten Weibchen während des Ablaichens selbst, das mehrere Stunden dauert. Solche, die seit der letzten Kontrolle schon abgelaicht hatten, konnte ich durch Palpieren und Zählen der Gelege verifizieren.

Die Ergebnisse sind in der Tabelle chronologisch zusammengefasst. Von den ledig gefangenen, bis am 6.4. ledig ins Wasser gesetzten 23 Weibchen starben 3 des ersten Postens. Die Sektion ergab, dass sie nicht ovuliert hatten. Von den übrigen 20 laichten 17 ohne Weiteres, 2 erst nachdem ich sie nach 14 Tagen verpaarte und eines überhaupt nicht. 4 von den 7 am 6.4. in A-Behältern angesetzten und 4 von den 8 am 6.4. in B-Behälter gesetzten erhielten in den ersten Tagen eine Schnurattrappe axillar, welche den Amplexus nachahmen sollte. Diese Schnur hatte jedenfalls keine fördernde Wirkung, denn 2 der 3 nicht ledig laichenden A-Weibchen gehörten zu denen mit Schnur. Von den bis am 6.4. verpaart ins Wasser gesetzten ledig angewanderten 7 Weibchen laichten alle spontan ab, von den 3 verpaart gefangenen und am 6.4. verpaart ins Wasser gesetzten alle 3, von den 9 verpaart gefangenen, am 8.4. ledig ins Wasser gesetzten laichten 7 spontan und 2 erst bald nachdem ich sie nach 12 Tagen verpaarte. 5 der 9 Weibchen hatten in den ersten Tagen eine Schnurattrappe, von diesen laichte eines vorerst nicht.

Von 3 verpaart gefangenen, seit dem 7.4. verpaart in einem Terrarium im Freien gehaltenen Weibchen laichte eines 3 Tage nach dem Regenwetter vom 11./12.4., eines 2 Tage nach dem Regen vom 18.4. und das dritte 2 Tage nach dem Regen vom 23.—25.4. Bei Regenwetter bildeten sich in diesem Becken stehende Wasserlachen, in die sich die Kröten setzten.

Von 5 ledig angewanderten, in einem Holzterrarium ledig gehaltenen Weibchen laichte keines. Das Regenwasser sickerte hier sofort ab. Die Weibchen wurden zwar nass, konnten aber nicht in Pfützen sitzen.

Von den noch übriggebliebenen 36 ledig angewanderten Weibchen, die ich im Keller in leicht angefeuchteter Erde ledig hielt, laichte keines bevor ich sie vom 26.4. an ebenfalls nacheinander für die Versuche heranzog:

2 am 26.4. ledig angesetzte nach 2 Tagen im Wasser,
2 verpaarte im Wasser nach 1 resp. 2 Tagen
von 2 verpaarten auf dem Trockenen laichte eines nach 10 Tagen, eines nicht.

Am 28.4. setzte ich wieder eine Serie dieser Kontrolltiere an:

von 4 ledig ins Wasser gesetzten entkam eines in der folgenden Nacht, eines laichte nach 9 Tagen, eines mit einem einwöchigen Unterbruch, eines laichte nicht.

Von 4 verpaart ins Wasser gesetzten laichten alle in den folgenden 1—3 Tagen. Bei der am 30.4 angesetzten Serie laichten:

von 2 ledig ins Wasser gesetzten keines,
von 2 verpaart ins Wasser gesetzten eines nach 2 und eines nach 8 Tagen,
von 2 auf dem Trockenen gehaltenen Paaren keines.

Die Serie vom 8.5.:

von 6 ledig ins Wasser gesetzten laichte keines,
von 6 verpaart ins Wasser gesetzten eines nach 4 Tagen,
von 2 verpaart, trocken gehaltenen keines.

Die noch bleibenden 2 ledigen Trockenkontrollen laichten nicht.

Gruppieren wir die Versuche in 2 Phasen: sofort verwendete und retardierte, so ergibt sich für die sofort ins Wasser gesetzten ledigen: von 20 (3 starben) laichten 17 spontan ab = 85%.

Von den 7 verpaart im Wasser gehaltenen laichten alle.

Von den retardierten ledig ins Wasser gesetzten 13 Weibchen (eines entwich) laichten 4 = 31%. Von den 14 retardierten, verpaart im Wasser gehaltenen laichten 9 = 64%.

So hat man den Eindruck, dass der Amplexus besonders bei den retardierten Weibchen noch eine stimulierende Wirkung haben kann, indem er die Schwelle bei manchen Weibchen gerade soweit senkt, dass die Ovulation noch eintritt. Bei den frischen Weibchen ist das Wasser eindeutig der äussere auslösende Hauptreiz; das Männchen spielt kaum eine Rolle. Dabei ist offenbar ein längerer Aufenthalt in stehendem Wasser nötig, wie die Weibchen in den Regenpfützen zeigen. Rostand spricht von einer Wasseraufnahme, die für das Ovulieren nötig sei. Im Freien konnte ich bis jetzt keine Gewichtszunahme der am Laichplatz angekommenen Kröten feststellen. Auf der Laichplatzwanderung gewogene 28 Männchen waren beim Wiederfang im Laichplatz zusammen 20 gr. leichter (von zusammen 827 gr. zu 807 gr.; die meisten nahmen ca. 2 gr. ab, einzelne etwas zu). Von Weibchen habe ich zuwenig Material (3 nahmen von zusammen 174 gr auf 167,5 gr ab, eines nahm ab, zwei wurden etwas schwerer). Ich möchte es daher offenlassen, wie der Effekt des Wassers zustandekommt. Die Sektion einiger überfahrener und ertrunkener Weibchen bei Laichplätzen bestätigt den Befund, dass die Ovulation erst im Wasser ausgelöst wird: Von 4 auf den Strassen des Beobachtungsgebietes überfahrenen anwandernden Weibchen hatte noch keines ovuliert, von 4 bei Arth zum Zugersee wandernden ebenfalls noch keines. Dagegen hatten von 10 am Gattikerweiherlaichplatz ertrunkenen Weibchen 8 abgelaicht und 2 ovulierten eben. Moore (1954) untersuchte Krötenweibchen in England. Weder 18 auf der Laichplatzwanderung abgefangene noch solche, die sich lange in einem leeren Schwimmbassin aufgehalten hatten, waren am ovulieren.

Mit einem starken Gefangenschaftseffekt ist bei diesen Kröten (im Unterschied zu *Rana temporaria*) nicht zu rechnen. Die meisten der sofort angesetzten Weibchen laichten innerhalb der Laichzeit des Gattikerweihers, zu dem sie wanderten, wo die Kröten hauptsächlich zwischen dem 11. und 15.4. laichten. Die meisten Weibchen erreichten den Laichplatz vom 6.—9.4., was für eine ca 3—8 tägige „Inkubation" spricht unter diesen Witterungsverhältnissen und mit der Zeitspanne in den Versuchsbehältern gut übereinstimmt.

Von 20 verpaart anwandernden Weibchen, die ich am 8.4. 250 m vom Laichplatz entfernt fing und am 9.4. daselbst markiert und ledig wieder freiliess, fand ich 6 am Laichplatz wieder. Eines sah ich am 12., eines am 13.4. laichen. Auch laichten die meisten in den Behältern mit Leitungswasser (A) gehaltenen nach etwa gleich vielen Tagen ab wie die in den Laichplatz gehängten B-Kröten. Das spricht alles gegen eine komplexe Auslösesituation, wie sie der Grasfrosch zum Ablaichen benötigt, wenn auch ein leichter, offenbar individuell ansetzender Gefangenschaftseffekt beim Vergleich der A- und B-Behälter nicht von der Hand zu weisen ist. Für eine differenzierende Beurteilung sind aber die Umstände zuwenig einheitlich.

Die Temperatur spielt eine beträchtliche Rolle. Nachdem die ersten beiden Posten am 26. und 28.3. angesetzt worden waren, folgte eine Kaltwetterperiode (30.3.—3.4.), während der die Abendtemperatur immer unter 4°C lag, das Wasser zweimal gefror und im Einzugsgebiet des Gattikerweihers deshalb keine Wanderung stattfand. Die erst am 4.4. bei warmem Wetter angesetzten Posten holten die ersten beinahe noch ein. Die Ansetzungen vom 26. und 28.4. fielen in sehr warmes Wetter; die laichenden Weibchen brauchten nur durchschnittlich 2 Tage.

Worauf der Tod der drei Weibchen vom ersten Posten zurückzuführen ist, weiss ich nicht. Ich hatte schon früher unter ähnlichen Bedingungen Todesfälle. Die Weibchen werden kurz vorher sehr dunkel und machen im Wasser einen ausgetrockneten Eindruck. Am Laichplatz ertrunkene sind dagegen hell und aufgequollen.

Die Bereitschaft zur Ovulation nahm plötzlich schnell ab. Von den am 26.4. angesetzten vom 7.4. laichten noch alle, am 28.4. angesetzte nur noch teilweise oder verzögert, die am 30.4. angesetzten vom 8.4. ebenfalls, die am 8.5. vom 9.4. kaum mehr. Die Laichbereitschaft nahm hier also ziemlich genau 3 Wochen vom Fangdatum an gerechnet fast schlagartig ab. Rostand (1947) machte Retardationsversuche im Kühlschrank mit Weibchen, die er zu Beginn der Laichzeit verpaart gefangen hatte und ledig bei 5°C in Moos hielt. Einige ovulierten noch normal, einige teilweise, die meisten aber vorläufig noch nicht. Jede Woche wurde eines dieser Weibchen verpaart und bei Zimmertemperatur ins Wasser gesetzt. Bis zu 6 Wochen Retardation laichten die Weibchen noch, später nicht mehr. Die Eier der 3—6 Wochen retardierten Weibchen ent-

wickelten sich normal, es stellte sich aber eine hohe Larvenmortalität ein. Die Kälte hat also äusserlich eine ähnliche hemmende Wirkung (vgl. meine ersten Posten) wie die Trockenheit bei Normaltemperatur auf Weibchen, die noch nicht im Wasser waren. Nur ist bei den ersten der Vorgang lediglich verlangsamt, wird aber bei den trocken gehaltenen gar nicht ausgelöst, da meine Trockenkontrollen auch nach 3, 4, und 6 Wochen Aufschub nicht spontan laichten. Unter der höheren, natürlichen Aussentemperatur während meinen Versuchen erfolgte die Blockierung der Ovulation schon nach 3 statt nach 6 Wochen. Ein am 28.4. angesetztes lediges A-Weibchen befand sich offenbar gerade auf dem kritischen Punkt; es laichte einen Teil nach 4 Tagen, hatte einen siebentägigen Unterbruch und laichte dann fertig.

Es scheint, dass der Aufenthalt im Wasser auch bei den Männchen eine physiologische Umstellung bewirkt. Bei Verfrachtungsversuchen gilt nämlich die Regel, dass die Wanderstimmung zur Zeit der ersten Gelege am Laichplatz schnell absinkt auch für die Männchen, die von diesem durch die Ovulation gegebenen Zeitpunkt an in der Rückfindeleistung erheblich nachlassen.

3. DIE STELLUNG DER OVULATION IM VERHALTEN VON *BUFO BUFO* UND ANDERN ARTEN

Die vorstehenden Versuche spiegeln die Ovulationsverhältnisse bei einer Population von *Bufo bufo* in einer Laichzeit. Es wäre noch zu untersuchen, ob nicht andere Populationen oder die gleichen Kröten in verschiedenen Laichzeiten eine andere Gewichtung der Faktoren Amplexus — Wasser zeigen. Vielleicht greifen gerade bei der Ovulation populationsspezifische Eigenheiten an, die ihrerseits wieder das übrige Verhalten beeinflussen. Bei den Amphibien gibt es verschiedene Typen der Ovulation und Laichablage, die in bestimmtem Zusammenhang mit dem übrigen Verhalten, besonders der sozialen Organisation einer Art stehen. — Interessant ist zunächst ein Vergleich mit dem Grasfrosch (*Rana temporaria*). Der Laichakt besteht in einer einmaligen Pression, bei der die ganze Laichmasse im Laufe weniger Sekunden in Form eines Ballens abgeht (Savage, 1934). Der Laich sammelt sich zunächst im Uterus an, wo er vom Weibchen wochenlang sozusagen willkürlich

zurückbehalten werden kann. Ovulation und Ablaichen sind deshalb beim Grasfrosch zwei distinkte Schritte im Unterschied zur Erdkröte. Die Auslösung der Laichablage scheint eine komplexe neue Situation zu erfordern und erfolgt bei den Grasfröschen einer Population auffällig gleichzeitig. Die meisten *bufo*-Weibchen laichen zwar auch innerhalb weniger Tage; der Grund liegt hier aber darin, dass die meisten Weibchen den Laichplatz in wenigen Nächten erreichen und dort unter gleichen Temperaturbedingungen eine ähnlich lange Inkubationszeit haben. Die Laichablage ist hier ein automatisch sich einstellender Vorgang, nachdem die Ovulation einmal ausgelöst ist, an welchen die Signalstellung des Weibchens als Verhaltensanteil fest gekoppelt ist. Die Laichablage unterliegt kaum mehr einer Korrektur von zentralen Instanzen her, welche Informationen z.B. über die äussere Laichsituation noch auswerten könnten. Deshalb muss das Erdkrötenweibchen auch unter völlig ungünstigen Umständen ablaichen, wenn es einmal im Wasser gewesen ist. Anders beim Grasfrosch: Das Wasser allein löst jedenfalls nicht die Laichablage aus. Savage (1935, 1961) vermutet, dass die Grasfrösche auf eine bestimmte Algensituation im Laichgewässer ansprechen, denn sie können am Laichplatz versammelt sein oder ihn schon als Winterquartier benützt haben, ohne vorerst zu laichen. Dann setzt die Ablage, wie wenn die Frösche auf ein Signal gewartet hätten, plötzlich in Masse ein. In Gefangenschaft bringt man die Grasfrösche, besonders in Leitungswasser, nur schwer, oft mit mehrwöchiger Retardation zum Ablaichen. Wasser, Temperaturanstieg und Lichtverlängerung lösen bei im Winter unter dem Eis weggefangenen Grasfröschen das Laichen nicht aus, nach meinen Beobachtungen. Savage fand, dass eine Temperaturerhöhung eher hemmend wirkt. Damit ist allerdings noch nichts über die Reize, welche die Ovulation auslösen gesagt. Die Laichablage selbst ist jedenfalls ein relativ autonomer Verhaltenskomplex, der von der Ovulation her nur insofern abhängig scheint, als er überhaupt erst stattfinden kann, wenn diese erfolgt ist, im übrigen aber eine besondere, bis jetzt nicht geklärte auslösende Situation braucht. *Rana temporaria* kann häufig im Wasser überwinternd beobachtet werden. Manche Populationen versammeln sich schon im Herbst im Laichgewässer. Würde die untersuchte *bufo*-Population im Wasser überwintern — was physiologisch möglich ist — so müsste die Laichablage wohl irgendwann früh-

zeitig ausgelöst werden, wenn der Hormonspiegel genügend angestiegen ist, dass die Wasserumgebung zur auslösenden Situation wird, wie das Rostand im Experiment zeigte. Die Kröten des Untersuchungsgebietes überwintern bezeichnenderweise vorwiegend im Wald, weniger in Wiesland, nicht in Sümpfen oder Wasserstellen. Die Grasfrösche des gleichen Gebietes ziehen aber die Sumpfwiesen und Wasserstellen zur Überwinterung vor. Ich sah erst zwei einjährige Jungtiere der Erdkröte in einem Gartenweiher überwintern. Waddington, 1952 sah einzelne im Wasser überwinternde Erdkröten (Geschlecht ?) in einem Gartenweiher in England. Es handelt sich dabei um die Ausnahmen. Bei einem Tümpel im Rheintal traten am 27.2.1957 schon ein Weibchen und ein Paar auf, als durch das Schmelzwasser einige Aren der Umgebung überschwemmt wurden. Die ganze übrige Population erschien erst am 9./10.3. Ich vermute daher, dass diese Vorzügler in ihren Winterquartieren überschwemmt wurden und deshalb vorzeitig laichen mussten. Möglicherweise löst auch bei den verschiedenen stark von Regenfällen abhängigen nordamerikanischen *Bufo*-Arten das Wasser die Ovulation aus.

Mit der durch das Wasser ausgelösten Ovulation der Erdkröte hängt somit auch ihr Überwinterungsverhalten und ev. die Herbstwanderungen zu Überwinterungsplätzen zusammen. Dass die Ovulationsbereitschaft der Weibchen einer Population nur 3 Wochen beträgt, hat seine Entsprechungen in der charakteristischen, zeitlich gedrängten Laichplatzwanderung, der Ausschliesslichkeit und Kürze des Paarungsbetriebes dieser Art und wohl auch im Aufsuchen b e s t i m m t e r Laichplätze, womit wiederum das Orientierungsproblem zusammenhängt. Die Erdkröten der untersuchten Populationen suchen auf der Laichplatzwanderung nicht in erster Linie nach Wasser, sondern einen bestimmten Laichort, ohne in andern Wasserstellen oder andern Laichplätzen innerhalb des gleichen Weihers hängen zu bleiben. Nicht laichbereite Paare entfernen sich z.B. aus ihnen fremden Gewässern. Würden die Weibchen in der ersten Wasserstelle sitzen bleiben, so müssten sie nach einigen Tagen ablaichen, ob nun ein Männchen zugegen wäre oder nicht. Das individuelle Aufsuchen eines bestimmten Laichplatzes steht ausserdem in Zusammenhang mit der schwachen, nur gelegentlich ertönenden Lautäusserung der Erdkrötenmännchen, die nach meinen Beobachtungen keine Rolle spielt für das Zusam-

menkommen der Geschlechter am gleichen Ort. — Im Vergleich zur Erdkröte hat die Kreuzkröte, *Bufo calamita* eine viel längere Fortpflanzungsbereitschaft in Bezug auf viele Individuen einer Population. Man kann die Männchen in einem Gewässer vom April bis in den August hinein rufen hören. Die Laichablage erfolgt im Laufe von 2-4 Monaten sukzessive. Wahrscheinlich hat das Rufen der Männchen eine Lockwirkung. Es sind gewöhnlich nur wenige Weibchen gleichzeitig am Laichplatz, die meisten verpaart. Sie laichen in den nächsten Stunden oder Tagen. Bei einer Population sind auch die noch nicht laichbereiten Weibchen und Jungtiere in der Umgebung der Laichstellen.

Beim Laubfrosch *Hyla auborea*, der ebenfalls eine laute Stimme hat, liegen die Verhältnisse ähnlich. Die jeweils laichbereiten Weibchen werden vom Rufen der Männchen angelockt. Die Laichablage der Weibchen einer Population streut zeitlich ebenfalls stark. Nach Eibl-Eibesfeldt kommen die Weibchen erst unmittelbar vor dem Ablaichen ins Wasser. Das Ablaichen erfolgt wenige Stunden nach der Unklammerung. Martof, 1961 beobachtete, dass diejenigen Weibchen von *Pseudacris triseriata*, die zu den lockenden Männchen gehen, die Eier schon im Uterus haben, die, welche nicht zu den Männchen gehen, noch in den Ovarien. Gosner und Rossman, 1959, untersuchten die Ovulation von *Pseudacris nigrita*-Weibchen. Von 21 ledig gefangenen, trächtigen Weibchen hatten 18 noch nicht ovuliert, 2 ovulierten und eines hatte die Ovulation beendet. Von 16 verpaart gefangenen hatten 15 ovuliert und eines war am ovulieren. Sie schliessen daraus, dass die Ovulation dem Amplexus vorausgehe und das Klammern die Ovulation nicht stimuliere. Die Weibchen kommen vor der Ovulation zum Laichplatz und brauchen vorerst mehrere Tage lang nicht zu ovulieren. Sie halten sich dabei im Wasser auf. Gosner und Rossman ziehen eine stimulierende Wirkung des Männchenchores in Betracht. Vielleicht löst auch hier das Wasser aus. Dagegen vermuten Littlejohn, Fouquette und Johnson (1960) für *Hyla versicolor*, dass die kurze Zeit umklammerten Weibchen, welche am besten auf den Ruf der Männchen reagieren, noch nicht ovuliert haben. Bei einem andern Weibchen, das zu einem quakenden Männchen ging, erschienen dagegen die Eier bei leichtem Druck am Anus (Littlejohn, 1958). Nach Noble und Aronson (1942) laichen *Rana pipiens* und *Hyla cinerea* Weibchen

ledig nicht ab, wohl aber, wenn man durch das Anbringen von Metallgewichten hinter den Achseln den Amplexus imitiert, was für eine Auslösung der Ovulation durch den Amplexus spricht.

Bei diesen akustisch organisierten Arten mit langer Fortpflanzungszeit und spontaner oder durch das Männchen ausgelöster, zeitlich diffuser Ovulationsbereitschaft der Weibchen einer Population, wird die Befruchtung der Eier dadurch garantiert, dass die Initiative zur Verpaarung von den disponierten Weibchen ausgeht, indem sie aktiv die oft versteckt rufenden Männchen (*Hyla arborea!*) aufsuchen und dann von diesen umklammert werden. Muss ein Laubfroschweibchen ledig laichen, so nimmt es nicht die typische Stellung ein, wie wenn es umklammert wird: d.h. die weibliche Endhandlung wird hier durch den Amplexus ausgelöst (Eibl-Eibesfeldt, 1952). Das Männchen greift also an mindestens zwei Stellen (Locken, Ovulation?, Endhandlung) ursächlich in das Verhalten des Weibchens ein.

Im Fortpflanzungsverhalten der Erdkröte war die angenommene Stimulierung der Ovulation durch den Amplexus bisher der einzige Punkt in der physiologischen und Verhaltenskette des Weibchens, an dem das Männchen auslösend eingeschaltet sein konnte. Wenn es sich nun herausgestellt hat, dass in den meisten Fällen auch die Ovulation ohne das Männchen, allein durch das Wassermilieu ausgelöst wird, so kann demnach die ganze Verhaltensreihe vom Winterquartier ab über die Laichplatzwanderung zur Ovulation und der Signalstellung mit dem Ablaichen selbst völlig monologisch ablaufen. Die Rolle des Männchens ist fast rein accessorisch. Sein Handlungsablauf ist dagegen Schritt für Schritt durch Schlüsselreize des Weibchens bedingt. Da die Männchen keine mit andern Arten vergleichbare Chöre bilden, ist das sporadische Rufen einzelner Männchen auch innerhalb des Laichplatzes praktisch funktionslos. Die Befruchtung muss deshalb durch eine andere Verhaltensorganisation, d.h. durch eine andere Betonung der bei den Anuren allgemein verbreiteten Verhaltenselemente des Männchens gewährleistet werden als bei akustisch organisierten Arten oder bei solchen, wo der Amplexus die Ovulation auslöst. Das Einspringen des Männchens in den autonom ablaufenden weiblichen Sexualzyklus wird durch die monomane Klammerbereitschaft, welche die andern Betätigungen dominiert, durch die grosse Überzahl der Männchen, die z.T. vielleicht darauf beruht,

dass nicht jedes Weibchen alljährlich zum Laichplatz kommt und durch das ständige aktive Herumsuchen hundertprozentig garantiert, obschon alle in diesem Jahr laichenden Weibchen gleichzeitig am Laichplatz sind. Wie eingangs erwähnt, findet man kaum je ein lediges laichvolles Weibchen im Wasser, was z.B. bei *Bufo calamita* und *Hyla arborea*, wo die Verpaarung mehr vom Weibchen abhängt häufig vorkommt. Der Ovulationstyp einer Art hängt damit auch mit dem Modus des Geschlechtserkennens zusammen, der bei *Bufo bufo* nach Versuch und Irrtum, resp. negativ vom Männchen aus geht, bei den akustisch sich findenden Arten dagegen vorwiegend positiv, vom Weibchen aus.

Das durch seine besondere Intensität und Ausschliesslichkeit auffallende Fortpflanzungsverhalten der Erdkröte steht anderseits in Wechselwirkung mit dem Nahrungskreis. Die meisten Kröten nehmen erst nach der Laichzeit die erste Nahrung auf in diesem Jahr. Nur ausnahmsweise frisst eine Kröte schon auf der Laichplatzwanderung, wie Magenuntersuchungen von an- und abwandernd überfahrenen Kröten auf Strassen in Laichplatznähe zeigten.

Eine während der Fortpflanzungszeit nicht fressende Art kann sich keine lange Fortpflanzungsperiode leisten, besonders, wenn sie wie die Erdkröte sofort nach der 5—6 Monate dauernden Überwinterung zum Laichplatz geht. Arten mit langgezogener Fortpflanzungszeit (*Hyla arborea*, *Bombina variegata*, *Bufo calamita*) nehmen dazwischen Nahrung auf und das Paarungsverhalten wirkt weniger vorherrschend über die andern Betätigungen.

Ich glaube, dass die Untersuchung der Ovulation bei verschiedenen Arten einiges Licht darauf wirft, wieso eine Art auch in ihrem übrigen Verhalten gerade so und nicht anders organisiert ist.

4. ZUSAMMENFASSUNG

Beim Erdkrötenweibchen (*Bufo bufo* L.) wird die Ovulation hauptsächlich durch einen Aufenthalt im Wasser ausgelöst. Die Rolle des Männchens im Fortpflanzungszyklus des Weibchens ist fast rein accessorisch; nur bei längere Zeit trocken gehaltenen Weibchen kann der Amplexus das Eintreten der Ovulation bis zu einem gewissen Grade fördern, wenn man sie zugleich ins Wasser setzt. Die Bereitschaft zur Ovulation nahm nach 3 Wochen von der

Laichplatzwanderung an gerechnet rasch ab. Das Ablaichen ist fest an die Ovulation gekoppelt und bedarf keiner neuen Auslösesituation mehr; es erfolgt auch in Leitungswasser ohne starken Gefangenschaftseffekt. Der Zeitraum von Eintritt ins Wasser bis zur Laichablage ist deutlich temperaturabhängig und schwankt bei Frühjahrsaussentemperatur von 2—8 Tagen, mit Ausnahmen, die länger brauchen. — Diese Gegebenheiten stehen in begreiflichem Zusammenhang mit den Überwinterungsgewohnheiten, der Auswahl bestimmter Laichplätze, der Kürze und Ausschliesslichkeit der Fortpflanzungsperiode, dem Modus des Geschlechtserkennens, dem Männchenverhalten und dem Nahrungskreis von *Bufo bufo*, wenn man diese Organisation mit derjenigen anderer Arten vergleicht.

RÉSUMÉ

Chez la femelle du crapaud commun (*Bufo bufo* L.) l'ovulation est stimulée surtout par l'immersion dans l'eau. Le rôle du mâle est presque uniquement additionnel. Ce n'est que chez des femelles empêchées pendant quelque temps de se rendre à l'eau que l'amplexus peut stimuler l'ovulation à un certain degré. La disposition à ovuler cesse soudainement trois semaines après la migration vers l'étang de fraye. L'acte de ponte est lié à l'ovulation et ne demande pas de stimulation complémentaire. C'est pourquoi les femelles ovulent même dans l'eau de conduite presque sans effet de captivité. Le temps qui s'ecoule entre l'arrivèe à l'eau et l'ovulation dépend de la température et varie, au printemps, entre 2 et 8 jours, exceptionnellement plus. Les circonstances de la fraie sont en relation avec le comportement en hiver, le choix des emplacements de ponte, la brièveté et la limitation dans le temps de la période nuptiale, le mode de reconnaissance des sexes, le comportement des mâles et l'alimentation. Ces circonstances diffèrent selon les espèces d'anoures.

SUMMARY

With the female of the common toad (*Bufo bufo* L.) ovulation is released mainly by a stay in the water. The role of the male in relation to the breeding cycle of the female is almost fully addi-

tional. Only with females which have been kept for a longer period in dry surroundings, can the amplexus stimulate to a certain degree the ovulation. The disposition to ovulate decreased suddenly three weeks after the migration to the spawning place. The spawning is firmly bound to the ovulation and is independent of a new releaser situation. It also takes place in tap-water with almost no captivity-effect. The time between entering the water and ovulation is 2 to 8 days, depending on the outdoor temperature, with some exceptions which need more. These circumstances are related to the hibernating behaviour, the selection of specific spawning places, the shortness and exclusivity of the breeding season, the mode of sex recognition, the behaviour of the males and the feeding cycle of *Bufo bufo* if compared with the organisation of behaviour of other species.

LITERATUR

Eibl-Eibesfeldt, I. 1950. *Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (Bufo bufo L.).* Behaviour 2: 217-236.

— 1952. *Vergleichende Verhaltensstudien an Anuren; 1. Zur Paarungsbiologie des Laubfrosches, Hyla arborea L.* Z. Tierpsychol. 9: 383-395.

Franck, L. 1926. *Krötenhochzeit im Aquarium.* Die Koralle 2: 145-148.

Gosner, K. L. and Rossman, D. A. 1959. *Observations on the reproductive cycle of the swamp chorus frog, Pseudacris nigrita.* Copeia 1959: 263-266.

Heusser, H. 1960. *Über die Beziehungen der Erdkröte (Bufo bufo L.) zu ihrem Laichplatz II.* Behaviour 16: 93-109.

Littlejohn, M. J. 1958. *Mating behavior in the treefrog Hyla versicolor.* Copeia, 1958: 222-223.

— Fouquette, M. J. and Johnson, C. 1960. *Call discrimination by female frogs of the Hyla versicolor complex.* Copeia 1960: 47-49.

Martof, B. S., 1961. *Vocalization as an isolating mechanism in frogs.* Amer. Midland Naturalist 65: 118-126.

Moore, H. J. 1954. *Some observations on the migration of the toad (Bufo bufo bufo).* Brit. Journ. Herpet. 1: 194-224.

Noble, G. K. and Aronson, L. R. 1942. *The sexual behavior of Anura. 1. The normal mating pattern of Rana pipiens.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 80: 127-142.

Savage, R. M. 1934. *The breeding behaviour of the common frog, Rana temporaria temporaria Linn., and of the common toad, Bufo bufo bufo Linn.* Proc. Zool. Soc. London, 1934: 55-70.

Savage, R. M. 1935. *The influence of external factors on the spawning date and migration of the common frog, Rana temporaria temporaria Linn.* Ibidem, 1935: 49-98.

— 1961. *The ecology and life history of the common frog (Rana temporaria temporaria)* (Pitman), London, 221 pp.

Smith, M. 1954. *The British Amphibians and Reptiles.* Collins, London, 322 pp.

Spallanzani, L. 1785 (zit. nach Rostand). *Expériences pour servir à l'Histoire de la génération des animaux et des plantes.* Trad. Senebier. Barthélemi Chirol, Genève, 1785.

Rostand, J. 1947. *La vie des crapauds.* Ed. Stock, Paris, 220 pp.

— 1955. *Les crapauds, les grenouilles.* Gallimard, Paris, 215 pp.

Waddington, L. F. G. 1952. *Toads hibernating under water.* Brit. Journ. Herpet. 1: 112-113.